

前川 文夫\* . イチヨウの二又分枝とその意義<sup>1)</sup>Fumio MAEKAWA: Dichotomy of *Ginkgo* and its bearing to phylogeny.

二又分枝は分枝法の發達の上からは原始形態である。その殘存はシダ類發育の初期の葉の葉脈やイチヨウの葉脈に著しいのは既知の事實である。著者は 1944 年にイチヨウの若い果實と短枝とを切つてみて、イチヨウの所謂果梗に 4 本並走する維管束が下部では 2 本になる事と、更にその基部で葉の維管束と癒着する部分が放射線の面で必らず二裂している事とは互に關連した形態であつて、二又分枝の殘存と考えた。更にイチヨウの雄花の葯の形態とハナワラビの孢子囊の形態の類似、イチヨウの葯の御葉附き現象とハナワラビの榮養葉が屢々孢子囊をつける現象との類似に想到し、兩群間の類縁の可能性を見たが、材料の關係でハナワラビの剖見をするに到らなかつた。最近 Chrysler 氏のハナワラビ屬の二又分枝を論じた一文を見るに及んで、兩群の維管束分枝における二又分枝の様式に驚くべき一致を見出して大變興味を覺えた。そして兩群間の類縁についても證據を加えるに到つたと思われるのでこの報文を草することにした。

觀察——イチヨウには長枝と短枝とがある。花は短枝に限つてゐる。若い「實」<sup>2)</sup>を持つ短枝を見ると、外方には鱗片葉が、内部には尋常葉が  $\frac{3}{8}$ 。又は  $\frac{5}{13}$  の葉序で排列し、この兩形の葉の間は推移的である。即ち鱗片葉の葉内部は硬く且つ厚膜質であるが、内方の葉に到るに従ひ次第に質は薄く且つ草質となる一方、尋常葉の葉柄の兩側に流れてつく様になり、遂には短かい柄の兩縁と葉身の裏面との間に跨つて膜質の托葉的構造となる。これは Velenovsky が既に注意している。今實のついている柄を以下では果梗と呼ぶが、この果梗は上記の鱗片葉が尋常葉にうつる前後は、その各葉腋から大體連續して出る。これをその附近で横斷してみる (Fig. 1)。短枝の中央には真正中心柱があり、これから葉序に基いて維管束が分岐している。分岐部では葉隙が 1 個づつ出來ている。この葉の外方から順次に文字で示すと、この圖の短枝の場合には鱗片葉腋に果梗あるもの A 及 B の 2 個、尋常葉腋に果梗あるもの C 1 個であつた。D 以下 J迄の 7 葉は果梗を伴わぬ。又 A より下の鱗片葉は圖に現われていない。

A から F までは分離した維管束は放射面で二分しているが、G から J の者は弧狀の儘で、中央の中心柱から僅かに離れたか又は突出しかかつた程度である。A では鱗片葉は既に枝から分離し、又果梗に入る維管束は左右が不揃で右の分柱は既に二分するが左のは二分しかかつている。B もこれに似るが痕跡的の鱗片葉の葉跡はまだ枝の組織の

\* 東京大學理學部植物學教室

1) 其一部は文部省科學研究費による。

2) 「實」ふだん言う銀杏の實のことで、形態學的に種子とすべきか果實とすべきか問題なので常軌的な實(み)を使った。

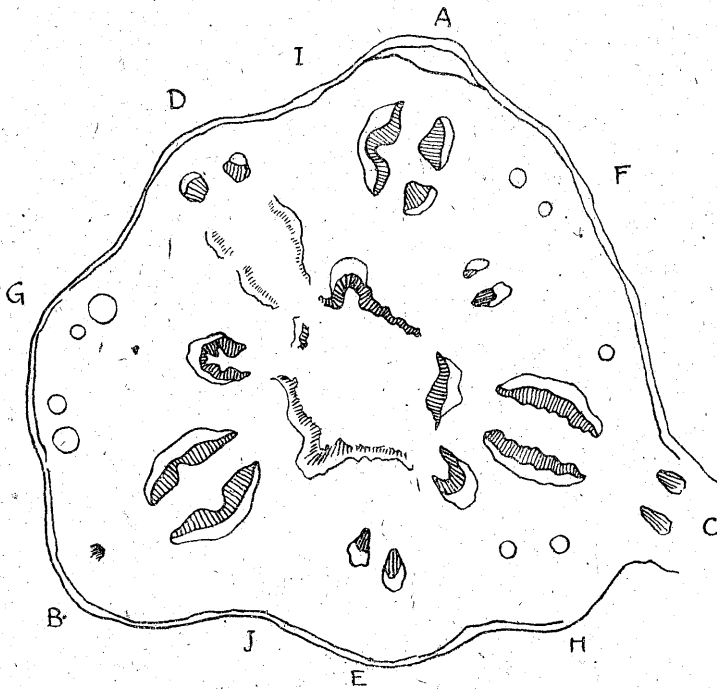


Fig. 1. イチョウ (*Ginkgo biloba*) の短枝を果梗の集り出あたりで切つた面、主として維管束を示す。斜線は木部、白色は韌皮部、A~J は分岐して行く維管束、其の他の説明は本文中にある。

中にある。果梗に行く維管束は太く、左右兩片となり、しかも共に内側に凹みがあるが二分していない。C は尋常葉の葉跡 2 個は既に明らかに外方に走っているがまだ枝からは離れていない。鱗片葉のそれと比較して當然太く発達している。内方には大型の半月型の果梗へ入る維管束が 2 個あつて廣い幅の方を互に向け合っている。その中央には B にあつた内側の凹みはない。D は尋常葉への葉跡が太く 2 個ある。その内方の不明瞭な維管束的のものは、途中迄發育したが受粉せずに脱落した果梗へ行く維管束の退化したものである。E 及 F は尋常葉への葉跡が 2 個對立しているだけで、果梗へのそれはない。E では葉隙がすでに閉じているが、F にはまだ小さく残っている。G は分岐の終つた許りの葉跡で中央には溝を挟むが二つに切れるに到らぬ。H 及び I は夫々もつと若い葉跡で、中央の維管束から彎曲した突起として出ているだけである。

オハツキイチョウには胚珠の着く場合と葯のつく場合とある。前者の例が多いのに反

して、後者が1例しか知れていないのは、雄花が咲き終つて落下する頃に葉は落ちないことや秋に雄木に注意を拂うことの少ない爲で、恐らく雌の場合と同じ位には出現すると思う。御葉付き現象 (occasional phyllospory) には出現率、發達程度、附着の數及び場所等種々であるが、胚珠不完全で完熟しない。最近佐藤正己博士からの教示によると山形縣鼠ヶ関にあるオハツキイチヨウは出現率極めて高くしかも大型になるという。今まで知られた御葉付き現象は本來葉となる部分へ生じたのであつたが、本來の果梗の方へ葉片の出る御葉付き現象は未だ例がない様である。向坂道治氏の報文 (植研 3 (169) の下の圖はことによるとこの果梗への御葉付きかも知れない。上記の甚だ高い出現率が實はかかる果梗への御葉付き現象をも含むためであるならば面白いのであるがこれは將來の調査に俟つことにする。

葉は葉身と葉柄とに分れるが、葉柄には全長を通じて2本の維管束が平行して走っている。これは上記の斷面の葉跡の延長に當る。葉身に近づけばこの2本は各々二又分枝をしてやや半環狀をした葉身内に立體配置をなし、更に二又分枝を繰返しつつ葉脈となつて夫々葉身の左右半分に展開する。お互の間の二次結合はない。稀に盃狀葉がある、東京大學の赤門内のイチヨウ並木の中にもかかる盃狀葉をかなりの頻度でつける株が一つある事は亙理俊次博士が、1936年に植研に記載している。これは2本の維管束が立體的に夫々二又分枝をして4本となり、更にその關係を持続したまま二又分枝が再三繰返された結果、葉身は漏斗形の葉を作つたのであつて (第2圖9P'), 後述の果梗と構造上根本的には同じで、少し亂暴な表現をすれば果梗の中央に空洞を生じたのと等しい。

果梗は中央邊で切ると4本の維管束がある。これは上記の圖の果梗への維管束が完全に4裂したものである。4本は通常上方の胚珠の附着點直下迄平行するが屢々途中で枝を分かち。ある1本が1回分岐すれば5本となるし (第2圖8V) 又分岐が強く果梗の皮層をも分離するに到れば、枝として外に現われる。分岐が多ければ枝も多くなる。

論義——上述したイチヨウの短枝における維管束の行動を二又性 (dichotomy) の點から考察すると極めて鮮やかなその反復であることが判る。今この二又分枝の分裂面をはじめから順に I, II, III, IV……と名づける (Fig. 2)。第一分裂面 (I) は短枝の主軸 (A) と葉及果梗の合着部分 (A') (但し果梗が出来ない場合には葉のみより成ること勿論である) との間にある。現實には短枝の皮層内に包まれているのと、主軸 A が A' に對して體積が大きく且つ完全であるために判りにくい。しかしこれは主軸 A と A' との間では二又分枝の特徴とする兩軸の均等性を失っているため、短枝が附着する長枝が既に獲ている單軸性 (Monopody) の後影響である。A は次の節でことと同様な狀態で次の葉とその腋の果梗との合着部 (A') を分岐する (第2圖3)。以下繰返しは同じであるからこれは打ち切つて、話を A' にもどす。

A' は分岐直後には A の環狀に對して小型ながらも環狀を保ち、唯 A と向い合う面内でのみ缺けている。これは A' を假りに主軸と考へて、A が A' から分離したものと

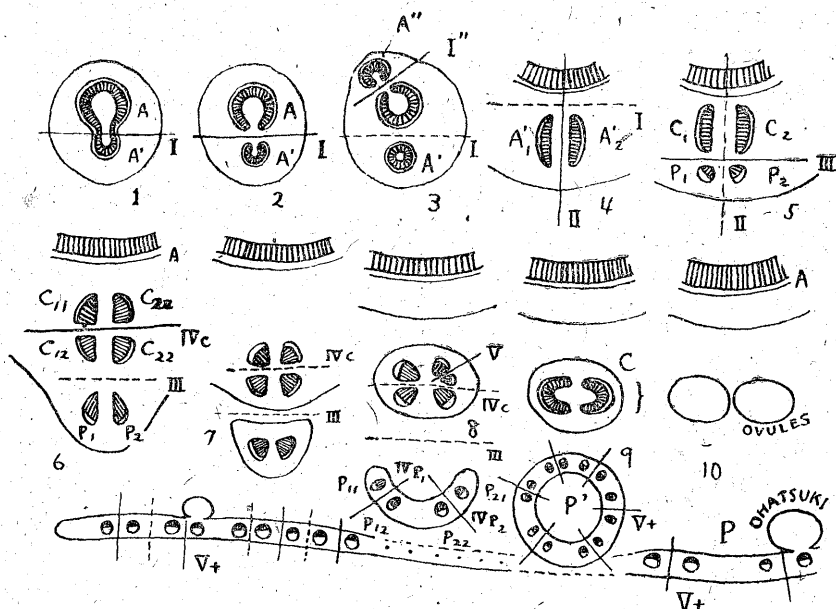


Fig. 2. イチヨウの短枝から果梗と葉とが分岐して行く有様を模式的に描いたもの、どの分圖もみな上方に短枝の中軸を置いてある。1~3は全體を、4~10は一つの部分を示す、なお詳しい説明は本文中にある。

した場合の A の姿勢と實は同じであつて、兩者間の量の相違に過ぎない (第2圖 2)。A' のこの缺所は A のそれが埋まると同時に埋まるが、通常の切口では斜めになつてゐるためにその分裂面 II の二次的閉鎖の様に見えるし、又閉じるに到らぬ場合もある。

第二分裂面 (II) はすぐに A' を二分して、A'1 と A'2 とにする。II 面は放射線の方であり、I に対して直交することは大いに意味があつて二叉分枝の典型的反復である。II 面も亦節の皮層内に包まれている (第2圖 4)。

引きつづき第三分裂面 (III) が起る (第2圖 5)。これは短枝の主軸に対して切線方向であるから I と平行し、II と直交する。これ亦二叉分枝の反復と見られる。かくて葉に入る P1 及 P2 と果梗に入る C1 と C2 とが出来土る。通常 C1 と C2 とが太いのは當然で、切口は半月型をして相對し、その間に II 面を挟む。若しも果梗を生じない時はこの III がないと見る。又 P1 と P2 とは鱗片葉ならば貧弱だが、尋常葉ならばやや大型になるが C1 と C2 よりはずつと小さい。その位置は C1 と C2 の相對するのと違つて、少しずれて切線の面内に並ぶ。C1 と C2 が || なら P1 と P2 とはこれを受けとめる――となる。この4本はみな半環狀で環狀にはならないから分柱的存在である。

第四分裂面(IV)の方向は各維管束をその位置で夫々二分するので、もはや III 面と直交もしないし又同時に起らない。それで果梗の方は IV C 面で、葉の方は IV P 面で起るとする(第2圖 6)。前者の方がずっと早い。IV C 面は  $C_1$  と  $C_2$  とで別々であるがほぼ一線となり III 面とほぼ直交するが IV P 面はお互に斜交する上 IV C と斜交する(第2圖 8)。 $C_1$  は二分して  $C_{11}$  と  $C_{12}$ ,  $C_2$  は同じく  $C_{21}$  と  $C_{22}$  となり、4 者は 4 點狀に鼎立する。IV C 面は今までの面と同じく短枝の皮層内にあり、その後はじめて 4 者平行の儘短枝の皮層から抜け出して果梗となる。一方  $P_1$  と  $P_2$  とは平行した儘短枝から抜けて葉となり、鱗片葉ならば IV P を起すことなく終るが、尋常葉ならば長い葉柄に入り上部の葉身に近づくとはじめて IV P 面を生じて  $P_1$  は  $P_{11}$  と  $P_{12}$ ,  $P_2$  は  $P_{21}$  と  $P_{22}$  となる。この時にはまだ立體配置の傾向が強いので平面とはいへ、切口ではやや環狀に並ぶ(第2圖 8)。この傾向即ち平面性が強調され、二叉性がよく維持されると次第に末廣の面積を要するに到り、所謂銀杏形の葉となるが(第2圖 10)、もしも立體配置の傾向が各場所について等しくしかも二叉性が強ければ盃狀葉の形成となる(第2圖 9)。立體配置を平面にするのを一つの切替と見ると盃狀葉の方がイチヨウの本來の古い形式の持續ということになる。果梗の 4 本の維管束にもその一部分に二叉性がよく残つていてそのために果梗の分岐を生ずる。Karstens (1945) がこの分岐を畸形とせず正常の現象だとみたのはよい。こうしてみると、イチヨウでは葉と果梗との兩者を通じて莖から二叉分枝を反復して生じたものであり、葉は 4 個の分枝がほぼ立體配置をした後に莖に對して切線方向の平面内に展開したのが一續きの組織に包まれたもの、果梗は 4 個の分枝が立體的に並んで共同の長い組織を持つたものとなり、分岐した分枝の方向と位置及び外形は異なるが、果梗、葉共に是に對して互ひに同格で、莖の分枝の  $\frac{1}{2}$  に匹敵するのである。一見葉腋に生ずる腋芽の關係を果梗は示すので一般の葉のそれと同一に律し易いが、後者では葉跡が奇數で必ず中央に位置を占め、腋芽は葉跡分岐の後に主軸から分岐する點で全く別の形式である。後者の形式は實はイチヨウの長枝にさへも見られる。ただ葉跡が常に 2 個であり、又 2~3 節前からこの 2 個が主軸の維管束内で分化している點は違ふ。イチヨウにかかる二つの別様式の分枝が存在することは著しい事實であつて、これについては別に托葉との關連に於て追求している。

現在のところ、イチヨウの短枝に現われた二叉性の様式と類似したものはハナヤスリ屬(*Botrychium*)に知られているのみである。Chrysler (1945) は種々の變型を挙げたが *B. matricariaefolium* A. Br. がイチヨウに最も近く、I, II, III 及び葉の IV まで一致する。子實部が IV 面を持たないので 2 本の維管束しかない點が違ふだけで、裸葉部はイチヨウの葉に、子實部は果梗に當る。そして地下の塊莖は短枝と一致する。子實、裸葉兩部の柄は下部で合しているのも、イチヨウでは外には現われて見えない違いだけである。ある種では原生木部は II, III を持つが、後生木部と韌皮部とはつづいてゐる例もある。ハナヤスリ屬には裸葉部に孢子囊をつけることが時々あるが、これは御

葉付き現象である。イチヨウの葯とも孢子嚢が似た構造をしている。これらの事實はこれらの二つの群——現在は互に離れていると見做している——裸子植物の Ginkgoales とシダ類の Ophioglossales とが強い類似関係を持つことを示すものとする。この見解から恐らくは Marattiales をも加へた一群は緑色植物 Chlorophyta 中で極めて自然な一群として扱うことが出来るであらう。がその命名などについては、他の對應群の整理と共に行われるべく、ここには後の報告迄保留する。

**結論**——イチヨウ類では二又分枝によつて短枝から葉と果梗とは一纏めとなつて發出し、その後には果梗と葉とに分離する。故にこの者は發達上同格である。分化後も強い二又分枝を繰返す。この形式はハナヤスリ類の夫れと極めてよく一致する。

御葉付き現象、孢子嚢の構造等をも考慮すればイチヨウ類、ハナヤスリ類及び恐らくリウビンタイ類の三者は自然的な一群をなすものであらう。

### Resume

In the short branch of *Ginkgo*, there remain very distinct dichotomies between its main axis, so called peduncles and leaves, respectively. Peduncle is the fusion of 4 traces, which are the result of the fourth dichotomy, while the petiole is the compound part of 2 bundles of the third dichotomy. These dichotomies are very similar to the same found in *Botrychium*, and it seems very likely the presence of the close affinity between Ginkgoales and Ophioglossales. The occasional phyllospory (Ohatsuki phenomena) and the structure of microsporangium are also suggestive the same idea.

### References.

- Chrysler: The shoot of *Botrychium*, interpreted as a series of dichotomies. Bull. Torr. Bot. Club 72: 491~505 (1945)
- Fujii, K. On the different views hitherto proposed regarding the morphology of the flowers of *Ginkgo biloba* L. Bot. Mag. Tokyo 10: 8~9, 13~15, 104~109, t. 1 (1896)
- Karstens, W. K. H. Variability of the female reproductive organs in *Ginkgo biloba* L. Blumea 5: 532~553 (1945)
- Sakisaka, M. The real nature of the epiphyllous fruits of *Ginkgo biloba* L. in Mt. Minobu, prov. Kai. (in Japanese) Journ. Jap. Bot. 3: (168)~(170) (1926)
- Watari, S. Morphology and structure of some ascidiate leaves. (in Japanese) Journ. Jap. Bot. 12: 100~116 (1936).